# VARIATIONS POLLINIQUES INTRAFLORALES

par Madeleine Van Campo

Les grains de pollen sont examinés de plus en plus souvent par les systématiciens. Les atlas qu'ils peuvent le plus souvent consulter décrivent les grains de pollens en général par leur type moyen sans indiquer les variations possibles.

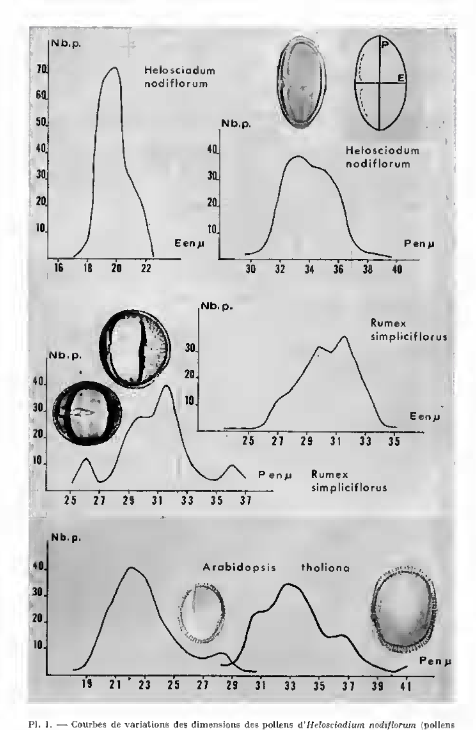
Les variations d'aspect des grains de pollen chez une même plante, qui avaient beaucoup frappé les auteurs vers 1930 (P. M. L. Tammes et R. P. Wodehouse) n'ont pas retenu réellement l'attention et, à part les recherches sur les hybrides et les polyploïdes, relativement peu d'articles ont paru sur ces questions. Il est vrai que les palynologistes qui pratiquent l'analyse pollinique ont besoin de penser que les pollens sont des volumes très peu variables et les taxonomistes considèrent que le polymorphisme en général a peu d'importance.

Les problèmes de biologie florale et de dimorphisme pollinique ont plus souvent été évoqués. L'examen d'un grand nombre de grains de pollen a cependant montré que le dimorphisme pollinique ou même le polymorphisme étaient beaucoup plus fréquents que les descriptions des organes floraux ne le laissaient soupçonner.

L'examen des grains de pollen donne très rapidement des indications importantes, par exemple les hybrides présentent toujours dans leur pollen un certain pourcentage de grains anormaux ou avortés. De même la polyploïdie se révèle immédiatement par l'examen du pollen. L'intérêt des variations des grains de pollen est donc évident surtout pour les systématiciens travaillant sur un ou quelques rares échantillons et non sur des populations entières.

Si l'on mesure l'axe polaire P et l'équateur E de 200 pollens d'une ou plusieurs fleurs d'un même individu, on obtient dans certains cas des courbes en cloche, classiques, de forme assez régulière et dans ces cas, on considère qu'il n'y a pas de variations polliniques (Pl. 1, *Helosciadium nodiflorum*); dans d'autres cas au contraire, les courbes présentent des bosses ou des méplats, il y a variation pollinique. Les variations peuvent également se manifester par des changements de structure des membranes polliniques ou par une augmentation ou une diminution du nombre des apertures.

Les quelques indications qui suivent sont essentiellement morphologiques, l'étude des causes des variations polliniques, d'ailleurs peu connues ne sera pas abordée. De même, les recherches sur les corrélations qui ont déjà été constatées entre les variations des organes floraux, de leur taille en particulier avec les variations de taille des pollens ainsi que d'autres




Pl. 1. — Courbes de variations des dimensions des pollens d'*Helosciadium nodiflorum* (pollens présentant peu de variations), des pollens de *Rumex simpliciflorus* (la courbe de variation de P indique un trimorphisme), des pollens d'*Arabidopsis thaliana* (courbe de gauche : diploïdes, courbe de droite : tétraploïdes). Noter également dans les photographies les différences dans l'exine.

Ces courbes ont toutes été dessinées en mesurant 200 pollens. Nb. p = nombre de pollens, P = axe polaire, E = Equateur.

corrélations connues type pollinique-type staminal-type de la plantule-type des cuticules... ne seront pas évoquées.

Les différents types de variation seront seulement illustrés de quelques exemples. Le matériel examiné a toujours été acétolysé.

### POLYMORPHISME POLLINIQUE.

#### a) Variations polliniques non liées apparemment a des variations florales a caractère discontinu

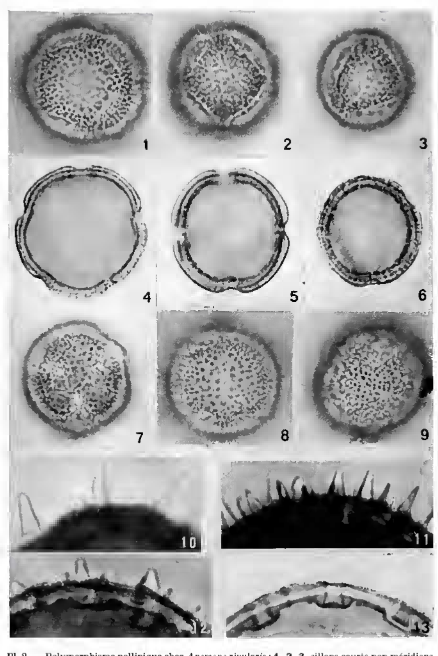
Sous ce titre seront décrites quelques variations polliniques qui ne rentrent pas strictement dans le cadre du dimorphisme ou polymorphisme pollinique lié au dimorphisme floral. Chez *Ephedra altissima* par exemple, il existe des petits pollens à côtes rectilignes, des gros pollens à côtes rectilignes et des gros pollens à côtes ondulées, soit trois types polliniques. Le polymorphisme apertural d'*Anemone rivularis* a été mis en évidence sur la planche 2; le nombre des apertures visibles sur une face peut être 3, 4 ou 5, disposées de différentes manières, l'épaisseur de l'exine varie aussi considérablement de même que sa structure (Pl. 2, fig. 4, 5, 6). Le polymorphisme spinulaire de l'exine d'*Althaea ludwigii*, (Pl. 2, fig. 10, 11, 12, 13) qui va jusqu'à la disparition totale des épines ne semble pas lié avec précision à un type particulier de polymorphisme floral. Pour *Anemone rivularis* et *Althaea ludwigii*, les grains de pollen photographiés proviennent dans chaque cas d'une seule fleur.

#### b) Dimorphisme et polymorphisme pollinique liés au dimorphisme ou au polymorphisme floral

Le terme de dimorphisme appelle d'ailleurs quelques réflexions. Lorsque ce terme est employé par les zoologistes, il désigne en général un dimorphisme sexuel (parfois un dimorphisme géographqiue). Un dimorphisme comparable existe chez les végétaux et il porte le nom d'hétérosporie (hétérosporie des Hydroptéridées par exemple qui donnent des mégaspores et des microspores). Ce n'est pas de ce type de dimorphisme dont il sera question ici, mais du phénomène qui consiste à trouver, dans une même fleur des pollens dissemblables pouvant se classer en deux ou plusieurs catégories.

En général, le polymorphisme pollinique dans une fleur est lié au polymorphisme staminal.

Le dimorphisme ou le polymorphisme pollinique peuvent être exinal, endexinal ou ectexinal suivant qu'ils affectent l'ensemble des membranes polliniques résistantes à l'acétolyse, la membrane interne ou la membrane externe. Un cas de polymorphisme exinal est illustré Pl. 2, fig. 4, 5 et 6. Dans le genre *Nitraria* un dimorphisme endexinal est assez constant. Le dimorphisme ectexinal est très clair chez les Plumbaginacées, *Armeria* étant le cas classique décrit par J. Iversen (1940); parmi les Monocotylédones, *Eichhornia crassipes* peut être cité. Pl. 3, fig. 7, 8, 9 est illustré le polymorphisme ectexinal de *Cuphea strigulosa*.




Pl. 2. — Polymorphisme pollinique chez *Anemone rivularis* : **1**, **2**, **3**, sillons courts non méridiens dessinant un pentagone, un carré, un triangle ; **4**, **5**, **6**, coupe optique montrant un polymorphisme exinal ; **7**, trois sillons méridiens ; **8**, six sillons, **9**, quatre sillons méridiens ; **10**, **11**, **12**, polymorphisme spinulaire chez *Althaea ludwigii* ; **13**, disparition des épines. Grossissement 1000.

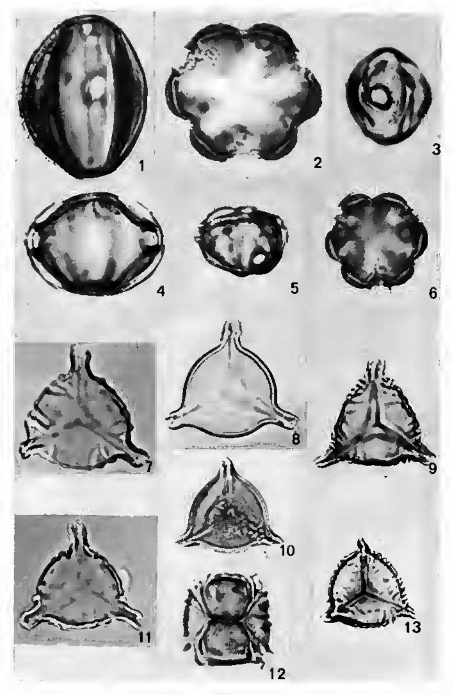
Le dimorphisme ou le polymorphisme pollinique peuvent être aperturaux, c'est-à-dire affecter les zones germinales des pollens, par exemple Pl. 3, fig. 7, 12, pollens de *Lythrum salicaria* à 3 ou 4 apertures; pollens colpés et colporés chez *Capparis*.

Le dimorphisme ou le polymorphisme peuvent être dimensionnels, c'est-à-dire porter presque uniquement sur la taille des grains : cas des *Primula*; ce polymorphisme dimensionnel peut affecter surtout l'un des axes du grain, une courbe des variations des dimensions des pollens de *Rumex simpliciflorus* Pl. 1 a été construite en mesurant 200 pollens, elle montre clairement le trimorphisme (3 pointes) dans la courbe représentant les variations de l'axe polaire alors que les variations de l'équateur sont représentées par une courbe presque normale. Un des cas les plus connus de polymorphisme pollinique est celui de *Lythrum salicaria* où D. Coz Campos a pu compter jusqu'à 8 types polliniques dans une même fleur, les types les plus extrêmes sont illustrés Pl. 3, fig. 1, 3, 4, 5. Chez les Lythracées, le polymorphisme est lié au polymorphisme staminal, mais il est à noter que dans une même cellule mère, on peut trouver deux grains de pollen de grande dimension et deux grains de petite dimension. Chez les Crucifères, un dimorphisme pollinique est lié au dimorphisme staminal.

Voici une liste de quelques familles de Dicotylédones où des pollens dimorphes ou polymorphes ont été notés.

Bignoniacées
Bombacacées
Borraginacées
Capparidacées
Caryophyllacées
Célastracées
Cistacées
Composées
Connaracées
Convolvulacées
Crucifères
Cucurbitacées
Dilleniacées
Géraniacées
Guttifères
Labiées
Lécythidacées
Légumineuses
Linacées
Loranthacées
Lythracées
Malpighiacées
Malvacées
Myrtacées
Ombellifères
Oxalidacées
Passifloracées
Plumbaginacées
Polémoniacées
Polygonacées
Primulacées
Renonculacées
Rosacées
Rubiacées
Rutacées
Santalacées
Sapindacées
Tamaricacées
.............

Cette liste montre que le polymorphisme en soi n'est pas un caractère primordial en systématique, cependant les limites des variations intraflorales et intraspécifiques sont intéressantes à considérer et permettent dans certains cas d'interpréter plus facilement les variations intragénériques.




Pl. 3. — Polymorphisme des Lythracées (Photographies D. Coz Campos.) — A, *Lythrum salicaria* : **1, 3, 4, 5**, différentes vues méridiennes; **2, 6**, coupes optiques équatoriales. — B, *Cuphea strigulosa* : **7, 11**, gros et petit pollens à grosses stries; **8, 10**, gros et petit pollens lisses; **9, 13**, gros et petit pollens à stries fines; **12** pollens à 4 apertures. Grossissement 1000.

Les variations polliniques dont il a été parlé ci-dessus ont un caractère discontinu, c'est-à-dire qu'il n'existe pas, entre les différentes formes rencontrées, tous les intermédiaires; dans les cas qui vont suivre, au contraire, les variations sont plus ou moins continues ou plus ou moins désordonnées.

### VARIATIONS POLLINIQUES CHEZ LES POLYPLOIDES

Il s'agit plus ici d'un cas de variation pollinique intraspécifique que de variation intraflorale, mais l'examen d'une anthère de polyploïde montre une telle variation pollinique qu'il a paru intéressant d'étudier côte à côte un échantillon diploïde et un polyploïde correspondant.

C'est un fait bien connu que les polyploïdes ont un pollen plus gros que les diploïdes. Dans une belle étude des polyploïdes d'*Arabidopsis thaliana*, F. Bronckers a montré que la taille, le nombre d'apertures, augmentent avec le nombre chromosomique et que les éléments de l'exine augmentent de taille également; les grains les plus gros tendent en général vers la forme sphérique.

A. Maurizio a examiné les espèces suivantes (L est la grande dimension du pollen) :

| | | |
|---|---|---|
| *Datura stramonium* | $2n$ (L = 45,3 $\mu$), | $4n$ (L = 55,4 $\mu$). |
| *Nicotiana silvatica* | $2n$ (L = 28,2 $\mu$), | $4n$ (L = 33,5 $\mu$). |
| *Salvia pratensis* | $2n$ (L = 40,6 $\mu$), | $4n$ (L = 51,2 $\mu$). |
| *Salvia splendens* | $2n$ (L = 57,5 $\mu$), | $4n$ (L = 69,6 $\mu$). |
| *Trifolium incarnatum* | $2n$ (L = 43,5 $\mu$), | $4n$ (L = 53,5 $\mu$). |
| *Trifolium pratense* | $2n$ (L = 31,1 $\mu$), | $4n$ (L = 48,9 $\mu$). |
| *Trifolium repens* | $2n$ (L = 26,5 $\mu$), | $4n$ (L = 31,9 $\mu$). |

Il arrive dans les polyploïdes que les apertures supplémentaires soient situées de façon irrégulière, les grains perdent alors leur symétrie.

Certaines familles sont connues pour donner peu de polyploïdes, les Conifères par exemple, on a cependant signalé un *Cryptomeria japonica* triploïde, le pollen est sphérique $2n$ (32 $\mu$), $3n$ (36,5 $\mu$).

Des pollens de polyploïdes montrent un grand pourcentage de grains défectueux, de 16 à 84 % de vides et de 2 à 12 % d'avortés (d'après A. Maurizio), tandis que, dans les diploïdes, 81 à 99 % des grains sont bien développés.

### VARIATIONS DES POLLENS CHEZ LES HYBRIDES

Les hybrides ont des pollens de taille variable dont un grand nombre est mal conformé. Pratiquement, l'examen du pollen d'une seule étamine permet de diagnostiquer un hybride; ceci est particulièrement intéressant pour les systématiciens qui travaillent souvent sur un nombre restreint d'échantillons, parfois même sur un seul; le cas s'est produit où l'on a pu constater, au seul examen du pollen, qu'un « type » était un hybride (ceci devrait être porté entre autre chose à l'actif des palynologistes qui sont

presque toujours, et à bon droit il faut bien le dire, jugés fort indésirables dans les collections d'herbiers).

L'étude des pollens des hybrides chez les Abiétacées par exemple s'est révélée utile, elle a permis de classer certains hybrides intergénériques dont la position dans le genre *Tsuga* posait des problèmes. Si l'on examine le pollen d'*Abies vilmorini* (hybride artificiel de *A. pinsapo* × *A. cephalonica*), on peut retrouver tous les stades de disparition des ballonets, depuis le ballonnet unique jusqu'à la disparition totale des sacs à air. Ici, l'étude des formes polliniques d'un hybride se révèle donc importante pour la compréhension des formes polliniques variées de toute une famille.

### VARIATIONS PATHOLOGIQUES ET VARIATIONS ARTIFICIELLEMENT INDUITES PROVOQUANT DES MALFORMATIONS DIVERSES DANS LA CELLULE MÈRE.

L'examen des pollens des plantes cultivées en serre révèle un grand nombre de malformations qui sont d'ailleurs déjà perceptibles au stade de la méïose et qui semblent dues aux différents produits chimiques utilisés pour les cultures et en particulier aux substances insecticides. D. Huard a signalé les anomalies suivantes dans des pollens d'Acanthacées : grains trifides, grains soudés par 2 ou par 4 et communiquant; grains supplémentaires et de petite taille, sans contenu cellulaire; ces grains paraissent bien conformés extérieurement, mais sont vides : ils ont été appelés pseudo-pollens.

### HÉTÉROMORPHISME POLLINIQUE

T. R. Fischer et Wells ont donné ce nom en 1962 aux formes polliniques diverses rencontrées dans une population de *Polymnia laevigata* du Tennessee. Les pollens sont uni- ou multinucléés, d'après les auteurs, ce phénomène serait dû soit à la non formation des parois après la méïose pour les grains multinucléés, soit à des divisions précoces du noyau de la microspore. Les formes sont les suivantes : sphérique, grains uninucléés; ellipsoïdale, grains binucléés; « en bateau » ou ovoïdes, grains trinucléés; sphérique, grains quadrinucléés.

### VARIATIONS DUES AU MODE DE PRÉPARATION

Les grains de pollen sont en général montés par la méthode d'Erdtman pour les études taxonomiques fines, ils sont alors vidés de leur contenu et il en résulte une augmentation de la longueur de l'axe polaire P, les grains montés ainsi ne sont donc pas comparables à ceux montés directement dans la gélatine glycérinée ou dans le lactophénol, ils sont en général plus grands. D'autre part, les dimensions du pollen varient au début du montage et surtout pendant les trois premiers mois (effet Cushing), il ne faut donc pas utiliser des mensurations prises dans les textes pour les comparer à celles d'un matériel monté d'une autre manière. Si l'on veut

faire des études statistiques, il faut monter les pollens dans les mêmes conditions et les mesurer dans le même temps.

Les types de variations possibles des pollens d'un même individu ont été sommairement exposés ci-dessus, les variations à l'intérieur de l'espèce ont-elles une amplitude différente? Les variations intraspécifiques ont parfois une amplitude moindre que les variations intraflorales même les variations intragénériques peuvent avoir amplitude moindre que les variations intraflorales en ce sens que dans le genre *Juniperus* par exemple, les pollens des espèces sont moins différents entre eux que les pollens d'une même fleur de *Lythrum salicaria*.

Souvent les paléopalynologistes demandent de définir la notion d'espèce, pour travailler sur les *sporae dispersae* des sédiments anciens, et ensuite de définir ou de fixer les limites de variation des genres. La notion de genre morphologique (formgenus) peut être assez correctement définie et ces genres peuvent être ensuite utilisés pour caractériser des étages stratigraphiques, mais il est très difficile de passer à la notion de famille, même impossible, sans un examen très attentif du pollen, les convergences de formes constituant une des plus grandes difficultés que rencontrent par exemple les palynologistes travaillant sur des sédiments tertiaires; on apprécie dès lors les difficultés de nomenclature, il en résulte actuellement, dans de nombreux cas, une impossibilité totale à utiliser les travaux des paléopalynologistes dans les considérations paléogéographiques sur les genres actuels. La palynologie est encore une science jeune, elle est loin d'avoir donné la mesure de ses possibilités.

REMERCIEMENTS.

Je tiens à remercier spécialement MM. BOUHARMONT, BRONCKERS et CHOPINET pour l'aide précieuse qu'ils m'ont apportée ainsi que Mme BEAUNIER qui a fait les mensurations de grains de pollen et une partie des photographies qui illustrent cet article.

BIBLIOGRAPHIE

BRONCKERS F. — Variations polliniques dans une série d'autopolyploïdes artificiels d'*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Pollen et Spores, **5**, 2 (1963).

COZ CAMPOS D. — Étude des grains de pollen des Lythracées du Pérou. Pollen et Spores, **6**, 1 (1964).

CUSHING E. J. — Size increase in pollen grains mounted in thin slides. Pollen et Spores, **3**, 2 (1961).

ERDTMAN G. — Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms. Almquist et Wiksells, Stockholm (1952).

FAEGRI K. et IVERSEN J. — Textbook of Pollen Analysis. Munksgaard. Copenhagen (1964).

FISCHER T.R. et WELLS. — Heteromorphic pollen grains in Polymnia. Rhodora **64** : 336-340 (1962).

GUINET Ph. — Pollens d'Asie tropicale, Fasc. 1. Institut Fr., de Pondichéry, Trav. Sect. Sci. Techn. **5** : 1-8, 52 Pl.

HUARD D. — Origine de quelques anomalies observées chez les pollens d'Acanthacées. Pollen et Spores, **7**, 1 (1965).

IVERSEN J. — Blütenbiologische Studien I Dimorphie und Monomorphie bei *Armeria*. K danske vidensk. Selsk. Biol. Meddel. **15**, 8 (1940).

MAURIZIO A. — Pollengestaltung bei einigen polyploïden kulturpflanzen, Grana palynologica, **1**, 2 (1956).

ROLAND-HEYDACKER F. in M. VAN CAMPO et Col. — Palynologie Africaine V. Bull. I.F.A.N., **26**, série A (1964).

SAITO Y. et HASHIZUME H. — Studies on a triploïd tree of *Cryptomeria japonica* selected in the planted forest. Bull. Tottori Univ. For. **1** (1958).

TAMMES P.L.M. — On the origin of number and arrangement of the places of exit on the surface of pollen-grains. Rec. Trav. Bot. néerland. **27** (1930).

VAN CAMPO M. — Quelques pollens d'hybrides d'Abiétacées. Zeits. f. Forstgenetik u. Forstpflanzenzüchtung, **4**, 4 /5 : 123-126, 4 fig. (1955).

VAN CAMPO M. — Palynologie africaine : II. Bull. I.F.A.B., **20**, série n° 3 : 753-760, 25-48 pl. h.t. (1958).

WODEHOUSE R. P. — Pollen grains in the identification and classification of plants V *Haplopappus* and other Astereæ : the origin of the furrow configurations. Bull. Torrey bot. Cl. **57**.

WODEHOUSE R. P. — Pollen grains. Mc Graw-Hill book Company New-York (1935).